Beiträge zur Kenntnis der Ergrünungsbedingungen bei Pflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Leipzig

vorgelegt von

Ernst Trebitz

aus **Aachen.**

Weida i. Thür.
Druck von Thomas & Hubert
Spezialdruckerei für Dissertationen
1905.

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren

Pfeffer und Chun.

Leipzig, den 8. Juli 1905.

Der Procancellar.

Seeliger.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 5
Methodisches 7
Spezieller Teil 7
I. Einfluß des Lichtes resp. der Dunkelheit auf die Ausbildung des Chlorophylls 7
II. Über den Einfluß andauernder Verdunkelung auf die Ergrünungsfähigkeit 12
III. Einfluß der Temperatur auf die Chlorophyllbildung . . . 15
IV. Einfluß der Partiärpressungen des Sauerstoffes auf das Ergrünen etiolierter Keimpflanzen 18
V. Über das Verhalten etiolierter Keimpflanzen unter Wasser . 23
VI. Einfluß der Kohlensäure auf die Chlorophyllbildung . . . 24
VII. Haben narkotisierende Mittel Einfluß auf die Chlorophyllbildung? 27
VIII. Verhalten von Teilstücken und Schnitten etiolierter Keimpflanzen hinsichtlich der Chlorophyllbildung 28
IX. Einfluß der Konzentration der Lösungen auf die Chlorophyllbildung 30
Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse . . . 32

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545805_0102

Einleitung.

Wie alle vitalen Vorgänge so wird auch die Chlorophyllbildung durch die Außenbedingungen wesentlich beeinflußt. Nur eine richtige Konstellation der Außenbedingungen läßt ein Ergrünen zu.

So ist es allgemein bekannt, daß die meisten Pflanzen zum Ergrünen des Lichtes bedürfen,[1]) im Dunkeln also kein Chlorophyll auszubilden vermögen. Doch ist die Chlorophyllbildung nicht generell an die Beleuchtung gebunden, sondern es zeigen sich spezifische Eigenheiten darin, daß mehrere Pflanzen und Pflanzenteile auch bei vollkommenem Lichtabschluß ergrünen. Dies ist der Fall bei den Keimblättern[2]) einiger Koniferen,[3]) bei Farnen[4]) und Moosen[5]) sowie auch bei einigen niederen Algen.[6])

Die Chlorophyllbildung setzt ferner erst ein, wenn die Temperatur eine bestimmte, spezifisch verschiedene Höhe erreicht hat. Bei niederer Temperatur unterbleibt ein Ergrünen.[7])

---

[1]) Jone Ray, Historia plantarum 1686, Vol. I, p. 15; Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. I (1905), p. 433.

[2]) Frank, Die natürlich wagerechte Richtung von Pflanzenteilen, 1870, p. 27.

[3]) Sachs, Flora 1862, p. 186 und 213; 1864, p. 505; Sachs, Lotos 1859, p. 7; Molisch, Österreich. Bot. Zeitschrift 1889, p. 98; Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 117.

[4]) Schimper, Jahrbücher f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, p. 160; Fred de Forest Heald, Conditions for the germination of cryptogam spores, Diss. 1897, p. 64.

[5]) Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, p. 26.

[6]) Schimper. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, p. 160; Artari, Ber. d. bot. Ges. 1902, Bd. XX, p. 172 und 201, sowie die an dieser Stelle zitierte Literatur; Just's Jahresber. 1899, Jahrgg. 27 I, p. 155.

[7]) Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, p. 166; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 367; Wiesner, Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 97.

Obwohl der Farbstoff selbst eisenfrei[1]) ist, so ist doch zu seiner Bildung Eisen in geringen Mengen erforderlich.[2])

Ebenso ist zur Chlorophyllbildung die Gegenwart von Sauerstoff notwendig.[3]) Ferner konnte der hemmende Einfluß einer größeren Kohlensäuremenge festgestellt werden.[4])

Immerhin ist die Beeinflussung der Chlorophyllbildung durch die angedeuteten Faktoren noch keineswegs allseitig erforscht.

Die vorliegenden Studien haben die Aufgabe, speziell in bezug auf die Abhängigkeit des Ergrünens von Licht, Temperatur, Sauerstoff, Kohlensäure und Narkotika einige offene Fragen zu beantworten oder zu präzisieren. Es ist dabei zu beachten, daß nur das Ergrünen, d. h. die Ausbildung von Chlorophyll in den gegebenen, noch farblosen Chloroplasten in das Auge gefaßt wird. Vollkommen abgesehen wird von der Entstehung und den Bildungsbedingungen der Chloroplasten.

Nicht alle der zuerst angedeuteten Faktoren wurden auf ihren Einfluß auf die Bildung des Farbstoffes geprüft, so ist speziell die Einwirkung von Eisen und anderen Nährstoffen hier nicht behandelt.

Auch war ich genötigt, mich nur an Phanerogamen zu halten, und wurden die niederen Algen außer acht gelassen, die in vieler Hinsicht geeignete Objekte abgeben für die Untersuchung bestimmter Fragen, z. B. über den Einfluß von Nährstoffen auf die Chlorophyllbildung. Sind doch gewisse Algen saprophytisch[5]) ernährbar, und bilden sie unter diesen Umständen bei ihrem Gedeihen im Dunkeln dauernd Chlorophyll aus.[6]) Überhaupt lassen bisherige Erfahrungen vermuten, daß die Ernährungsweise die Chlorophyllbildung erheblich beeinflussen kann.

---

[1]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 297.

[2]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 420/1; Jost, Vorlesungen über Pflz.-Phys. 1904, p. 104/5.

[3]) Correns, Flora 1892, p. 141/2.

[4]) Böhm, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1874, Bd. 68, p. 171; Correns, Flora 1892, p. 142.

[5]) Artari, Bulletin de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou 1899, No. 1, p. 39.

[6]) Artari, Ber. d. bot. Ges. 1902, Bd. XX, p. 201 und die p. 207 zitierte Literatur.

Methodisches.

Bei meinen Untersuchungen operierte ich durchweg mit etiolierten, jungen Keimpflanzen. Um diese zu erhalten, ließ ich die Samen 1—2 Tage anquellen, worauf sie in Erde gesät wurden. Die Töpfe mit den Samen stellte ich in das Dunkelzimmer des botanischen Instituts. Um jeden Lichtzutritt zu verhindern, bedeckte ich die Töpfe noch mit einem schwarzen Pappzylinder. Auf diese Weise erhielt ich vollkommen chlorophyllfreie Keimpflanzen. Natürlich gilt dies nicht von den Koniferen, wovon später die Rede sein wird. Die Beschreibung der in Anwendung gekommenen Apparate behalte ich mir für die einzelnen Teile der Arbeit vor.

Eine Bemerkung möchte ich vorausschicken. Wird eine Pflanze, die ihr Chlorophyll nicht ausgebildet hat, unter irgend eine Bedingung gebracht, und sie bleibt gelb, so ist dies noch keineswegs ein sicheres Kriterium dafür, daß die Chlorophyllkörper die Eigenschaft verloren haben, ihr Chlorophyll auszubilden. Um zu prüfen, inwieweit die Objekte die Ergrünungsfähigkeit bewahrt hatten, brachte ich sie nach Beendigung des Versuches wieder unter normale Verhältnisse zurück.

Spezieller Teil.

I. Einfluß des Lichtes resp. der Dunkelheit auf die Ausbildung des Chlorophylls.

Wie die Untersuchung gezeigt hat, genügt schon eine geringe Lichtintensität zur Auslösung des Ergrünungsprozesses, und wird derselbe am meisten durch ein Licht mittlerer Helligkeit gefördert. Andererseits wird der Farbstoff durch intensives Licht zerstört. Demnach müssen wir, wie Pfeffer[1]) sagt, im intensiven Licht (so lange es nicht zu stark wird) einen fortwährenden Wechsel von Neubildung und Zerstörung des Chlorophylls annehmen. Ob nun ein solcher zerstörender Faktor auch bei den im Dunkeln ergrünenden Pflanzen auftritt, ist uns unbekannt.

[1]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 318.

Welchen Einfluß hat nun das Licht resp. die Dunkelheit auf die verschiedenen Pflanzenformen bezüglich ihrer Chlorophyllbildung? Wenn ich jetzt auf diese Frage näher eingehe, so möchte ich vorausschicken, daß ich nur die in der Einleitung schon angedeuteten Tatsachen bestätigen konnte.

Bekanntlich ergrünen die Phanerogamen zumeist nur bei Lichtzutritt. Schließt man das Licht ab, so werden die Pflanzen gelb, sind also ganz oder nahezu chlorophyllfrei. Eine Ausnahme davon bilden, wie ebenfalls schon bemerkt, die Koniferen und zwar nur deren Keimpflanzen. Auf diese Erscheinung macht zuerst Schleiden[1]) aufmerksam. Weiterhin beobachtete Sachs[2]), daß die Keimpflanzen von Pinus pinea, Pinus silvestris, Pinus Strobus, Pinus canadensis und Thuja orientalis im Finstern ergrünten, und er spricht die Vermutung aus, es möge diese Eigenschaft allen Gymnospermen zukommen. Wurde Sachs' Beobachtung auch von Mohl,[3]) Boehm[4]) und weiterhin von Molisch und Wiesner bestätigt, so ergaben doch die Untersuchungen letzgenannter Autoren, daß seine Vermutung nicht zutrifft. So unterblieb die Chlorophyllbildung nach Molisch[5]) im Dunkeln bei Gingko biloba, und Wiesner[6]) fand, daß von der Schwarzföhre 7 %, von der Weißföhre 5 %, von der Fichte 4 % und von Thuja orientalis 9 % der Samen chlorophyllfreie Keimlinge lieferten. Meine Untersuchungen ergaben, wie schon betont, die gleichen Resultate. Während die Keimpflanzen von Pinus pinea, Pinus silvestris, Pinus austriaca und Picea excelsa im Dunkeln ergrünten, konnte ich bei Thuja orientalis, die übrigens schlecht keimte, unter der gleichen Bedingung nur einen leichten Anflug von Ergrünen beobachten. Bei diesen Versuchen suchte ich mit größter Sorgfalt jede Lichtwirkung auszuschließen. Zu diesem Zweck stellte ich auf einen schwarzen Tisch im Dunkelzimmer einen Dunkelzylinder mit der Öffnung nach oben und stülpte darüber einen zweiten gut passenden,

---

[1]) Schleiden, Grundzüge z. wiss. Bot. 1849, Bd. II, p. 500.

[2]) Sachs, Lotos 1859, p. 6 und 14; Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 213, 1864, p. 505.

[3]) Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 258.

[4]) Boehm, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1865, Bd. 61, p. 405.

[5]) Molisch, Österreich. Bot. Zeitschrift 1869, p. 99.

[6]) Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 118.

nachdem die mit Samen beschickten Töpfe auf den Boden des ersten Zylinders gebracht worden waren. Ich erwähne dies, da von einer Seite[1]) der schon von Pfeffer[2]) mit Recht zurückgewiesene Einwand erhoben wurde, es möchte bei diesen Versuchen doch noch minimale Lichtwirkung vorgelegen haben, die genügte, die leicht empfindlichen Koniferen zum Ergrünen zu veranlassen.

Steht es demnach fest, daß zur Bildung des Chlorophylls das Licht zumeist nötig ist, so blieb es uns bis jetzt unbekannt, worauf es beruht, daß dem so ist, und warum andererseits gewisse Pflanzen auch ohne Licht ergrünen. Jedenfalls handelt es sich hier um komplizierte Vorgänge, und wird die Chlorophyllbildung im Dunkeln nicht einfach durch Säureanhäufung verhindert, wie es Wiesner[3]) annahm. Der genannte Forscher stützt seine Vermutung durch die von ihm erwiesene Tatsache, daß ausgezogenes Chlorophyll sowohl durch organische als auch anorganische Säuren zerstört wird.[4])

Trifft diese Vermutung zu, so müßte sich durch dauernde Neutralisation die hemmende Wirkung der im Dunkeln gebildeten Säure aufheben lassen. Ich suchte dies mit Ammoniumkarbonat[5]) zu erreichen. Da die Objekte bei den Versuchen sich im abgeschlossenen Raume befanden, so wandte ich wässerige Lösungen des Salzes an, um nur eine begrenzte Menge von Ammoniumkarbonatdampf in die Atmosphäre zu bringen. Die Versuchsanordnung war folgende. Auf eine geschliffene Glasplatte wurde eine Kristallisierschale von ca. 100 cm^3 Inhalt gestellt, die das zu bestimmten Prozentsätzen gelöste Ammoniumkarbonat aufnahm. Auf einen darüber liegenden Glasstreifen, der natürlich nicht die ganze Öffnung der Schale verdeckte, kam das Objekt zu stehen. Eine ca. 4 l fassende Glasglocke wurde darüber gestülpt und mit Hilfe von Fett der Platte luftdicht aufgesetzt. Die Glocke wurde mit 8 Tage alten, etiolierten Keimpflanzen

[1]) O. Schmidt, Einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen, Diss. Breslau 1870, p. 18.

[2]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 317, Anmerkg. 3.

[3]) Wiesner, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1874, Bd. 69 I, p. 375.

[4]) Wiesner, Festschrift d. k. k. Zool.-Bot. Ges. zu Wien 1876, p. 24ff.

[5]) Daß in der Tat Ammoniumkarbonat ohne Schädigung aufgenommen wird, zeigt die bekannte Erscheinung des Farbenumschlages blauer und roter Blüten.

beschickt und dann im Dunkelzimmer bei einer Temperatur von 22—23° C aufgestellt. Zur Kontrolle war ein zweiter Topf mit gleichalten Pflanzen in demselben Dunkelzimmer aufgestellt, während ein dritter Topf dem Licht ausgesetzt war. Da die Versuchsobjekte im dampfgesättigten Raum standen, wurde über die Kontrollpflanzen je eine Glasglocke gestülpt, die jedoch die Pflanzen nicht hermetisch von der äußeren Luft abschlossen. Die Konzentration der Lösung steigerte ich um $^1/_{10}$ fortschreitend erst von 0,1—1 % und weiterhin um 1 fortschreitend bis 6 %. Als Objekte verwandte ich: Hordeum distichum, Triticum sativum, Avena sativa, Vicia faba major und minor, Phaseolus vulgaris und multiflorus, Lupinus albus und coeruleus, Pisum sativum, Cucurbita pepo und Helianthus annuus.

Nach 24 Stunden wurde der Versuch unterbrochen, und es zeigte sich im allgemeinen folgendes Verhalten. Die Kontrollobjekte im Licht waren vollkommen grün und gesund, die im Dunkeln stehenden ebenfalls vollkommen turgeszent, aber naturgemäß chlorophyllfrei. Die den Ammoniumkarbonatdämpfen ausgesetzten Individuen waren bei einer Konzentration der Lösung bis zu 1 % nach der angegebenen Zeit noch turgeszent, zeigten aber keine sichtbare Spur von Chlorophyll. In Licht und Luft gebracht, ergrünten sie nachträglich und wuchsen gut weiter. Bei höheren Konzentrationen machte sich eine Schädigung des Objektes geltend, jedoch war niemals Chlorophyllbildung zu beobachten. Die Gewebe waren nicht mehr vollkommen turgeszent, die unteren Blätter hingen schlaff herunter, und in Licht und Luft erholte sich die Pflanze nur sehr langsam und unvollständig. Mit steigender Konzentration nahm die schädigende Wirkung des neutralisierenden Agens zu, die Pflanze wurde immer schlaffer und ging, unter gewöhnliche Bedingungen gebracht, bald zu Grunde. Steigerte ich die Konzentration bis auf 6 %, so waren die Objekte schon während der Versuchsdauer abgestorben, ohne vorher auch nur die leiseste Spur von Chlorophyllbildung gezeigt zu haben.

Die Richtigkeit der Wiesnerschen Vermutung konnte also nicht erwiesen werden. Man könnte jedoch den Einwand machen, daß die Bildung des grünen Farbstoffes schon allein durch die schädigende Wirkung der Ammoniumkarbonatdämpfe hätte verhindert werden können. Doch darf man nicht vergessen, daß die

hemmenden Säuren jedenfalls auch durch die nichtschädigenden Dämpfe abgeschwächt wurden. In diesen Versuchen war, wie schon betont, ebenfalls nie eine sichtbare Spur von Chlorophyllbildung beobachtet worden.

Weiterhin wurden Versuche angestellt, bei denen ich ein mit Blättchen versehenes Stengelstück einer etiolierten Pflanze (Objekte siehe oben) mit Kakaobutter in den Hals einer kleinen Flasche eindichtete, in der sich die oben angegebenen Lösungen von Ammoniumkarbonat befanden. Dies geschah, um ein Eindringen des neutralisierenden Agens als Lösung in die Gewebe des Pflanzenkörpers zu ermöglichen. Die Versuche wurden ebenfalls im Finstern ausgeführt. Niemals konnte eine Chlorophyllbildung konstatiert werden.

Wenn, wie Wiesner annahm, im Dunkeln die Chlorophyllbildung allein durch Überproduktion von organischen Säuren verhindert wird, so müßte sich dies auch im Licht erreichen lassen, indem man der die Pflanze umgebenden Luft genügend Säure zuführt.

Daher ließ ich unter Beibehaltung des oben beschriebenen Apparates auf die Objekte eine Luft einwirken, in der sich soviel Essigsäure befand, als die betreffenden wässerigen Lösungen in der Kristallisierschale abgaben. Die Konzentration der Lösung steigerte ich wie oben von 0,1—1 % und von 1—5 %. Die Versuchsanordnung wurde insoweit abgeändert, als nur der eine Topf mit Kontrollpflanzen wie oben im Licht aufgestellt wurde, und die Glocken mit dem Versuchsobjekt selbst dem Tageslicht ausgesetzt waren. Die Versuche wurden nach 24 Stunden unterbrochen, während welcher Zeit sich die Temperatur im Zimmer zwischen 18—24° C hielt. In keinem Falle erzielte ich eine Sistierung der Chlorophyllbildung. Bei Anwendung der schwachen Lösungen zeigten die Objekte zugleich mit den Kontrollpflanzen den sichtbaren Anfang des Ergrünens. Im allgemeinen war jedoch bei diesen Versuchen die schädigende Wirkung des chemischen Agens stärker als oben. Schon bei 0,5 % Essigsäuregehalt in der Lösung trat nach 4 Stunden am Rande der Blätter eine graue Färbung auf, die sich bald auf die ganzen Blätter verteilte, sodaß die Objekte, wenn sie nach 24 Stunden an die Luft gebracht wurden, sich nur sehr langsam, oft überhaupt nicht erholten. Die bereits

verfärbten Blätter gewannen niemals wieder eine grüne Färbung, sondern starben bald ab. Mit steigender Konzentration nahm auch hier die schädigende Wirkung zu, und bei 5 % waren die Objekte bereits verfärbt, bevor die Kontrollpflanzen ergrünt waren. Dies Verhalten zeigten die zarteren Gewebe von Brassica napus schon bei einer 3 %igen Lösung. Ich brauche wohl nicht besonders hervorzuheben, daß dann von einer nachträglichen Erholung nicht die Rede sein konnte.

Die obigen Resultate zeigen uns also deutlich, daß das Fehlen des Chlorophylls im Dunkeln nicht einfach eine Folge von Säureanhäufung sein kann. Wir haben in der Bildung des grünen Farbstoffes offenbar einen komplizierten Vorgang vor uns, der, wie Pfeffer[1]) sagt, nicht nur von den direkten, sondern auch von den indirekten Beeinflussungen des Chloroplasten abhängig ist.

II. Über den Einfluß andauernder Verdunkelung auf die Ergrünungsfähigkeit.

Bekanntlich ergrünen die im Finstern farblos gebliebenen Chloroplasten aller Pflanzen am Licht. Je nach der Dauer der vorangegangenen Verdunkelung setzt die Chlorophyllbildung früher oder später ein.[2]) Es ist jedoch noch nicht genügend untersucht, wie lange diese Fähigkeit bei einem Verweilen im Dunkeln erhalten bleibt. Denn es wäre denkbar, daß diese Fähigkeit schon vor dem Erlöschen des Lebens der Zelle verloren geht und vielleicht in den Chloroplasten erlischt, die noch die Fähigkeit zur Stärkebildung bewahrten.

Daß die Chloroplasten, auch die grünen, als plasmatische Gebilde eben so lange persistieren wie das zugehörige Plasma selbst, wurde von A. Meyer[3]) festgestellt.

Diese Erscheinung schließt natürlich nicht obige Möglichkeit aus. So gibt Detmer[4]) an, daß nach einer vierwöchentlichen

---

[1]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 317.

[2]) Reinke, Berichte d. Berl. Akad. 1893, p. 532.

[3]) A. Meyer, Das Chlorophyllkorn in chem., morph. und biol. Beziehung.

[4]) Detmer, Landwirtschaftl. Jahrb. 1882, Bd. XI, p. 224, Anmerk. 3.

Verdunkelung die Pflanze nicht mehr fähig sei, ihren grünen Farbstoff auszubilden, auch nicht bei Zufuhr von Eisenchlorid. Leider ist nichts Näheres über den Versuch, der mit Pisum sativum angestellt wurde, angegeben, auch nicht, ob und nach welcher Zeit das Objekt abstarb. Jedenfalls geht aber aus der Bemerkung hervor, daß er den Verlust der Ergrünungsfähigkeit vor dem Tode der Zelle und somit auch des Chloroplasten für möglich hält.[1])

Um diese Frage zu prüfen, stellte ich wiederholt eine ganze Reihe von Versuchen an, die zu dem Resultat führten, daß eine nachträgliche Chlorophyllbildung selbst dann noch eintreten kann, wenn man die Verdunkelung acht Wochen währen läßt.

In der angegebenen Weise (pag. 7) brachte ich Pisum sativum, Phaseolus multiflorus und vulgaris, Vicia faba major und minor und Lupinus albus bei vollständigem Lichtabschluß zur Keimung und beließ die Objekte 4 Wochen im Dunkeln. Die Temperatur im Dunkelzimmer schwankte zwar während der Zeit zwischen 18 und 25°, doch sind dies alles noch Temperaturen, die in keiner Weise die Chlorophyllbildung beeinträchtigen. Den Objekten wurde nur wenig Wasser zugeführt. Ich erwähne diesen Umstand, da durch zu reichliches Gießen die Objekte frühzeitig abzusterben und zu faulen beginnen, und der Versuch so leicht mißglückt. Unter Berücksichtigung dieser Vorsichtsmaßregel waren die Pflanzen nach 4 Wochen noch turgeszent und, was ich schon vorausschicken kann, noch ergrünungsfähig.

Naturgemäß eignen sich nicht alle Pflanzenformen, die ich oben anführte, gleich gut zu diesen Versuchen. Am besten geeignet fand ich Vicia faba major und Phaseolus multiflorus, welche ich darum auch zu den weiter unten angeführten Versuchen ausschließlich verwertete.[2])

Nach Ablauf der vierwöchentlichen Verdunkelung brachte ich die Objekte unter Beobachtung der folgenden Kautelen an das Licht.

---

[1]) Siehe: Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 317.

[2]) Einige andere Objekte wie Getreidearten, Vicia sativa, Sinapis alba, Brassica napus und Helianthus annuus waren trotz sorgsamster Pflege schon vor Verlauf von 3 Wochen im Finstern abgestorben.

Da nämlich unter den Pappzylindern eine relativ große Dampfspannung vorhanden ist, so darf man die Objekte nach Beendigung der Verdunkelung nicht frei aufstellen, sondern es ist geboten, sie unter einer Glasglocke an das Licht zu bringen. Auch ist es vorteilhaft, sie bei schwacher Beleuchtung zu halten, um einen zu schroffen Wechsel der Bedingungen zu vermeiden. Erfolgt doch auch das Ergrünen etiolierter Pflanzen im diffusen Licht schneller als im direkten Sonnenlicht.[1])

Durchweg bei allen Versuchen zeigten die Objekte die Neigung zum Absterben und gingen schließlich 2—8 Tage nach der Übertragung in Licht von der Stengelbasis aus zugrunde. In fast allen Fällen aber konnte ich vor dem Absterben ein mehr oder minder intensives Ergrünen konstatieren, das gewöhnlich nach 4—6 Stunden nachzuweisen war. Diese Erscheinung beschränkte[2]) sich aber auf die noch turgeszenten, jungen Blätter und Pflanzenteile, d. h. also auf den oberen Teil des Objektes. Die unteren Blätter, die schlaff und also geschädigt waren, wiesen niemals einen Anflug von Ergrünung auf.

Gerade bei diesen Versuchen mit vierwöchentlicher Verdunkelung gelang es mir mehrfach, die Objekte noch 8 Tage nach Übertragung in Licht zu erhalten. Während dieser Zeit hatte wohl die grüne Färbung an Intensität zugenommen, blieb aber immer noch auf den oberen Teil des Objektes beschränkt. Besonders betonen möchte ich noch, daß ich dasselbe Verhalten auch an dem von Detmer verwandten Versuchsobjekt, Pisum sativum, beobachten konnte.

Weitere Versuche stellte ich mit Vicia faba major und Phaseolus multiflorus an, wobei die Anordnung dieselbe war. Nur ließ ich die Verdunkelung 6 Wochen währen. Brachte ich die Objekte an das Licht, so konnte ich auch in diesem Falle ein Ergrünen der noch turgeszenten Blätter beobachten, das nach ca. 6 Stunden deutlich sichtbar war. Der Tod trat

---

[1]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., Bd. I, p. 318; Mohl, Vermischte Schriften 1845, p 387; Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867/68, Bd. VI, p. 47; Sachs, Flora 1862, p. 214; Ricôme, Revue générale de Bot. 1902, T. XIV, p. 28; Reinke, Ber. d. Berl. Akad. 1893, p. 530; Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 78 ff.

[2]) Siehe auch: Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 112, Anmerk. 1.

nach 3—4 Tagen ein. Einige Exemplare, die nach der Übertragung in Licht nicht mehr ergrünten, starben schon nach 1 Tag ab.

Bei einigen Exemplaren der beiden zuletzt erwähnten Pflanzen gelang es mir, die Verdunkelung auf 8 Wochen auszudehnen, und mit demselben Erfolg. Immer zeigten noch die turgeszenten, jetzt nur noch die jüngsten Blättchen einen Anflug von Ergrünung nach 6 Stunden. Spätestens 2 Tage nach der Übertragung in Licht war die Pflanze dem Tode verfallen. Wie oben waren auch hier die wenigen Objekte, die kein nachträgliches Ergrünen gezeigt hatten, viel früher, schon nach 16—20 Stunden, abgestorben.

Bei den Versuchen mit achtwöchentlicher Verdunkelung waren schon viele Exemplare vor Verlauf der 8 Wochen im Dunkeln abgestorben. So gelang es mir auch nicht, die Verdunkelungsdauer noch weiter auszudehnen.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß es ohne Abtötung der Zelle nicht mit Sicherheit möglich ist, das Ergrünen etiolierter Pflanzen zu verhindern. Eine Ausschaltung der Ergrünungsfähigkeit durch längeres Verdunkeln ist uns nicht gelungen. Jedenfalls muß also die Fähigkeit zu ergrünen erst in den schon geschädigten oder dem Tod entgegengehenden Zellen erlöschen.

III. Einfluß der Temperatur auf die Chlorophyllbildung.

Hat es sich gezeigt, daß die Bildung des Chlorophylls nicht generell an das Licht gebunden ist, so erweist sich die Wärme als eine unerläßliche, formale Bedingung für das Ergrünen. Zur Auslösung dieses Prozesses ist eine gewisse Temperatur durchaus notwendig, die zumeist über derjenigen zu liegen scheint, welche ein Wachstum zuläßt. Dies zeigt uns eine einfache Naturbeobachtung. Schon Hofmeister[1]) beobachtete, daß in einem nassen und kühlen Spätsommer Pflanzenteile, die sonst ergrünen, oftmals bleich bleiben. Eine

[1]) Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 367.

andere Naturerscheinung beschreibt Sachs[1]), welche ich im März 1905 ebenfalls oftmals zu beobachten Gelegenheit hatte. Die an kühlen Tagen über die Erde kommenden Blätter sind vielfach trotz genügender Belichtung vollkommen gelb und erlangen erst ihre grüne Farbe, nachdem die Temperatur bis zu einer gewissen Höhe gestiegen ist. Sorgfältigere vergleichende Studien ließen Sachs zu dem Ergebnis[1]) gelangen, daß diese Erscheinung am besten an denjenigen Formen zu beobachten ist, die zur Keimung und Vegetation mehr Wärme bedürfen.

Ebenso muß die Winterfärbung ausdauernder Blätter[2]) auf die Wirkung der Temperatur zurückgeführt werden, wenngleich hierbei das Licht auch noch eine Rolle spielen kann, wie bei der Gelbfärbung. Das Zurücktreten des Chlorophylls bei der winterlichen Gelbfärbung ausdauernder Blätter ist einerseits bedingt durch die Zerstörung des grünen Farbstoffes durch Licht, und andererseits wird die Neubildung durch zu niedrige Temperatur verhindert. Demgegenüber scheint die Braunfärbung ausdauernder Blätter mit einer durch die Kälte verursachten chemischen Umsetzung des grünen Farbstoffes in einen braunen verknüpft zu sein.

Die Chlorophyllbildung beginnt also erst bei einer bestimmten Temperatur, also bei dem Minimum für die Chlorophyllbildung. Genauer bestimmt wurde dieser Kardinalpunkt von Sachs[3]) für einige Koniferen, von Wiesner[4]) für einige Phanerogamen.

Meine eigenen Versuche wurden derart angestellt, daß ich Samen von Pinus silvestris, Pinus austriaca und Picea excelsa sowohl im Licht (kaltes Gewächshaus im Winter) als auch im Dunkeln (Eisschrank) bei 5—6° C. in Erde[5]) auskeimen ließ. Die nach 6—8 Wochen herauskommenden Pflänzchen zeigten keine sichtbare Spur von Chlorophyll.

---

[1]) Sachs, Flora 1864, p. 497.

[2]) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 376; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, p. 168.

[3]) Sachs, Flora 1864, p. 505.

[4]) Wiesner, Entstehung des Chlorophylls, 1877, p. 95/6.

[5]) Zum Teil lagen die Samen auch in Sägespänen, doch die Keimzeit bei diesen Temperaturen wird hierdurch nicht wesentlich verkürzt.

Desgleichen ließ ich Phaseolus multiflorus bei 8—9° im Licht keimen und erzielte völlig chlorophyllfreie Pflänzchen nach 6 Wochen. Weitere Versuche anzustellen, war mir leider nicht möglich, da mir weiterhin die erforderlichen konstant temperierten Räume fehlten.

Bei diesen Temperaturen ist das Wachstum sehr gering. So hatten nach 8 Wochen die Koniferenkeimlinge nur eine Länge von 3 cm erreicht, und die Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus waren nach derselben Zeit nicht größer. Wachstum war also vorhanden, wenn es auch sehr verzögert war. So kann ich nur voll und ganz der Behauptung von Sachs[1]) beipflichten, daß das Minimum der Chlorophyllbildung höher liegt als das des Wachstums und der Streckung. Der Umstand, daß bei diesen niederen Temperaturen das Wachstum so stark gehemmt ist, erklärt es mir auch, daß Wiesner das Minimum der Chlorophyllbildung tiefer liegend fand als das des Wachstums. Die Beobachtungszeit in seinen Versuchen war viel zu kurz, um ein geringes Wachstum konstatieren zu können.

Wie verhält es sich nun mit dem Temperatur-Maximum des Ergrünens, und wie liegt dasselbe zu dem des Wachstums? Der Ausspruch Böhms,[2]) daß das Chlorophyll das Produkt der gesunden, normal fungierenden Zelle sei, läßt schon den Schluß zu, daß die Ergrünungsfähigkeit bei Temperaturen, die ein Wachstum nicht mehr gestatten, erlöschen muß. So fand auch Wiesner[3]), daß das Maximum des Ergrünens unter dem des Wachstums liegt. Dieser Forscher, der mit Thermostat und Gaslicht operierte, gibt aber nicht an, ob die in hohen Temperaturen gelb gebliebenen Objekte nachträglich unter normalen Bedingungen ergrünten oder nicht. Meine Bemühungen, das Maximum der Ergrünung zu bestimmen, waren erfolglos. Ich benutzte den von Pfeffer (Pflz.-Phys., II. Aufl. Bd. II 1, p. 95, Fig. 17) beschriebenen Heizapparat. Wohl blieben die Objekte unter der Einwirkung hoher Temperaturen gelb, aber nie konnte ich ein nachträgliches Ergrünen vor dem Absterben beobachten, wenn die Objekte stufenweise herabsteigend unter gewöhnliche Be-

[1]) Sachs, Flora, 1864, p. 498.
[2]) Böhm, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 1865, Bd. 61, Abtlg I, p. 407.
[3]) Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls, 1877, p. 95 ff.

dingungen gebracht wurden. Dieser Umstand läßt mich vermuten, daß die Kardinalpunkte der beiden Prozesse so nahe beieinander liegen, daß nur feinere Methoden eine Trennung zulassen.

IV. Einfluß der Partiärpressungen des Sauerstoffes auf das Ergrünen etiolierter Keimpflanzen.

Welche Rolle der Sauerstoff bei der Entstehung des Chlorophylls spielt, ist uns nicht bekannt. Jedenfalls wissen wir aber, daß Sauerstoff zur Bildung des grünen Farbstoffes unbedingt erforderlich[1]) ist, und daß das Ergrünen bei einer spezifisch verschiedenen Partiärpressung des Sauerstoffes unterbleibt. Wohl wurden viele Versuche angestellt, bei denen Pflanzen unter vermindertem Luftdruck, also bei geringerer Partiärpressung, gehalten wurden, doch dienten sie meist dazu, andere vitale Vorgänge, wie Reizerscheinungen, Wachstum und Atmung, unter diesen Bedingungen zu prüfen. Nur nebenbei untersucht und erwähnt wird der Einfluß der Partiärpressungen des Sauerstoffes auf die Chlorophyllbildung, so von Correns.[2]) Diese Untersuchungen zeigen schon, wie verschieden das Sauerstoffbedürfnis der einzelnen Pflanzen zur Ausbildung des grünen Farbstoffes ist. So gibt Correns an, daß Helianthus annuus bei 30 mm Luftdruck (4 % der ursprünglichen Sauerstoffmenge), Sinapis alba bei 37 mm Luftdruck (5 %) und Lepidium sativum bei 60 mm Luftdruck (8 %) den Anfang des Ergrünens zeigte, während Helianthus annuus 45 mm Druck (6 %) und Lepidium sativum 75 mm Luftdruck (10 %) bedurften, um innerhalb 24 Stunden eine schöne Grünfärbung aufzuweisen. Weiter liegen zwei kleine Arbeiten von Friedel[3]) vor, nach welchen Lepidium sativum und Phaseolus mulitiflorus bei einem Luftdruck von $^1/_6$ Atmosphäre kein Chlorophyll ausbildeten. Dieser Forscher beweist durch seine Versuche nochmals, daß in Wirklichkeit der Sauerstoff ausschlaggebend ist und nicht etwa die angehäufte Kohlensäure, die er durch

[1]) Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls, 1877, p. 17.

[2]) Correns, Flora 1892, p. 141/2.

[3]) Jean Friedel, Revue général. d. Botan. 1904, T. XVI, p. 305 ff.; Comptes rendus, 1902 II, Bd. 135, p. 1063.

Kalilauge absorbierte. Auch zeigt er, daß das Ergrünen lediglich von der Dichte, also von dem Partiärdruck des Sauerstoffes abhängig ist.

Zu meinen Versuchen benutzte ich den schon von Correns[1]) ausführlich beschriebenen Apparat, weshalb ich mich über die Methode kurz fassen kann. Eine Wasserstrahlluft-, pumpe diente zur Herstellung des luftverdünnten Raumes, und das damit verbundene Quecksilbermanometer zeigte die Höhe der Pressung an. Abweichend von Correns' Versuchsanstellung, der als Rezipienten Zylinder gebrauchte, auf deren Boden die Samen auf feuchtem Fließpapier auskeimten, wandte ich Glasglocken an von ca. 3 l Inhalt, die mit Hilfe von Fett einer geschliffenen Glasplatte luftdicht aufsaßen. Dadurch, daß die Glocken noch in Schalen standen, die mit Wasser angefüllt waren, war eine vollkommene Dichtung gesichert.[2]) Die Samen waren, wie oben angegeben, im Dunkeln in Erde gekeimt. Ein Teil, der 8—10 Tage alten Keimpflanzen kam unter die Glocke zu stehen, die nach der partiellen Evakuation am Licht aufgestellt wurde. Der andere Teil der Objekte stand als Kontrolle ebenfalls unter einer Glasglocke, unter der aber der gewöhnliche Luftdruck herrschte. War der Rezipient bis zum gewünschten Grade ausgepumpt, so wurde gereinigter[3]) Wasserstoff nachgelassen, bis das Quecksilber im Manometer wieder auf Null gesunken war.

Währte der Versuch mehrere Tage, so wurde nach je 24 Stunden der Apparat bei vollkommenem Lichtabschluß geöffnet, von neuem ausgepumpt und mit Wasserstoff gefüllt, um dann erst wieder an das Licht gebracht zu werden. Die Temperatur schwankte zwischen 20—28° C. Da alle diese Temperaturgrade reichliche Chlorophyllbildung zulassen, ja in der Nähe des Optimums liegen, so kann die Größe der Temperaturschwankung außer acht gelassen werden.

Zunächst konnte ich die von Correns gewonnenen Resultate bestätigen. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen möge die folgende Tabelle I wiedergeben, die einer Erklärung

[1]) Flora, 1892, p. 90/1.

[2]) Siehe: Pfeffer, Pflz.-Phys. II. Aufl., Bd. 1, p. 542, Fig. 60.

[3]) Die Reinigung geschah durch Leiten des Gases durch eine Lösung von $KMnO_4$ und über Bimssteinstücke, die mit KOH getränkt waren.

wohl nicht mehr bedarf. In Kolumne 2 ist in mm Quecksilber angegeben, bis zu welchem Grade die Luft evakuiert wurde. Durch 10 mm Quecksil erdruck ist also z. B. angezeigt, daß die Partiärpressung des Sauerstoffes in der Glocke auf ca. $^{10}/_{760}$ des gewöhnlichen Luftdruckes reduziert wird.

Tabelle I (O).

Objekt	Evakuiert wurde bis mm	Versuchsdauer	Erfolg
Hordeum distichum . .	10	24 Stunden, davon 16—18 Stunden im Licht.	+
Triticum sativum . . .	10		+
Avena sativa	10		+
Vicia sativa	10		+
Vicia faba major . . .	20		—
„ „ „ . . .	38		+
Phaseolus multiflorus . .	25		—
„ „ . .	40		+
Lupinus albus	26		—
„ „	42		+
Phaseolus vulgaris . . .	28		—
„ „ . . .	43		+
Brassica napus	29		—
„ „	45		+
Helianthus annuus . . .	30		— Correns
„ „ . . .	45		+ Correns
Lupinus coeruleus . . .	31		—
„ „ . . .	45		+
Vicia faba minor . . .	33		—
„ „ „ . . .	47		+
Cucurbita pepo	35		—
„ „	50		+
Sinapis alba	37		— Correns
„ „	55		+
Pisum sativum	44		—
„ „	59		+
Lepidium sativum . . .	60		— Correns
„ „ . . .	75		+ Correns

NB. Ergrünt = +. Ergrünt nicht = —.

Doch möchte ich nicht versäumen, nochmals daran zu erinnern, daß die Objekte nach Beendigung des Versuches jedesmal bei gewöhnlichem Luftdruck unter Glocken aufgestellt wurden. Bei den nicht schon ergrünten Exemplaren konstatierte ich in allen Fällen ein nachträgliches Ergrünen. Auch waren und blieben die Objekte gesund.

Beläßt man die Pflanze mehrere Tage bei einer verminderten Sauerstoffpressung, die kein Ergrünen gestattet, so stirbt das Objekt vielfach, unter normale Verhältnisse gebracht, ab, ohne Chlorophyll ausgebildet zu haben. Genauere Versuche darüber habe ich nicht angestellt. Nur eine Erscheinung fiel mir auf, die ich kurz erwähnen möchte. Tritt nämlich ein nachträgliches Ergrünen ein, so vegetiert die Pflanze in jedem Falle einige Tage weiter und zeigt dabei sichtliches Wachstum. Läßt das Objekt hingegen keine Neubildung des grünen Farbstoffes beobachten, so stirbt die Pflanze schon nach 1—2 Tagen ab, und ist ein merkliches Wachstum nicht zu erkennen.

Zu diesen Untersuchungen versuchte ich auch Koniferen heranzuziehen. Chlorophyllfreie Keimlinge zu erhalten, ist in diesem Falle nicht ganz leicht. Wohl gelingt es, wenn man Samen bei niedriger Temperatur keimen läßt, doch nimmt dieser Prozeß, wie ich schon oben betonte, lange Zeit in Anspruch. Dadurch und durch ungünstige Zeitverhältnisse war ich genötigt, auf eine Erledigung der Frage auf diesem Wege zu verzichten. Ich dachte nun daran, die Samen vorerst anquellen zu lassen, um sie dann in verdünnte Luft zu bringen. Doch auch davon mußte ich Abstand nehmen, da das Chlorophyll wie bei allen Phanerogamen, so auch bei diesen Objekten, schon einige Tage vor dem Ausbrechen des Würzelchens nachweisbar ist,[1]) was ich bestätigt fand. Es müßte also schon der volle Keimungsprozeß unter der bestimmten Partiärpressung von statten gehen, was ich auch versuchte. Leider stellte sich meinen Bemühungen eine Schwierigkeit entgegen, deren Ursache mir unerklärlich geblieben ist. Die in Erde liegenden Samen der Koniferen keimten nie im abgeschlossenen

[1]) Wiesner, Entstehung d. Chlorophylls, 1877, p. 117; Frahoult, Bull. de la Société d. Bot. de France 1879, T. 26, p. 252; Sachs, Flora, 1862, p. 186 u. 213; Famintzin, Bot. Centr. 1895, Bd. LXIV, p. 417.

Raume (selbst wenn sie vorher angequollen waren). Da starke Schimmelbildung aufgetreten war, arbeitete ich steril.[1]) Die Glasglocke wurde mit 0,1 % Sublimatlösung ausgewaschen, womöglich etliche Male an verschiedenen Tagen und nach mehrtägigem Stehen mit sterilem Wasser tüchtig ausgespült. Ebenso wurde die Glasplatte behandelt. Erde und Topf wurden wiederholt an verschiedenen Tagen im Dampfsterilisator keimfrei gemacht. Die Samen selbst verweilten 5 und sogar 10 Minuten in einer 1 %igen Sublimatlösung, wonach sie mit sterilem Wasser abgespült wurden. So vorbereitet wurden sie im Dampfraum in die Erde gelegt, und die Glocke geschlossen. Nach einiger Übung gelang es mir, jede Pilzbildung unter der Glocke zu verhindern. Doch auch unter Berücksichtigung dieser Vorsichtsmaßregel brachte ich die Koniferen unter der Glocke nie zur Keimung. Daß durch das Verweilen in Sublimat die Keimfähigkeit nicht unterdrückt wird, wird durch das Keimen derartig behandelter Samen unter gewöhnlichen Umständen bewiesen.[2])

Die in Frage stehende Hemmung konnte auch durch zu große Dampfspannung unter der Glocke verursacht werden. Ich suchte sie deshalb durch Aufstellen von Ätzkalk oder Calciumchlorid unter der Glocke herabzudrücken, was jedoch nicht den gewünschten Erfolg hatte, ebensowenig wie eine schwächere Anfeuchtung der Erde.

Um eine dauernde Luftzirkulation unter der Glocke zu erzeugen, die eventuell den Anstoß zur Keimung geben konnte, legte ich vertikal an die Außenfläche der Glocke einen ca. 10 cm breiten Streifen Filtrierpapier, durch welchen fortwährend aus einem höher gelegenen Reservoir Wasser in ein tiefer gelegenes floß, und also durch die lokale Abkühlung eine Luftzirkulation in der Glocke erzielt wurde. Aber auch so erhielt ich keine Keimung.

Nebenbei sei hier noch bemerkt, daß selbst grüne Keimpflanzen von Koniferen im abgeschlossenen Raume nur sehr schlecht weiterwuchsen und bald dem Tode verfielen.

So sah ich mich gezwungen, von einer weiteren Untersuchung der Koniferen Abstand zu nehmen.

[1]) Siehe Puriewitsch, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31, p. 1.

[2]) Siehe M. J. Laurent, Revue général. d. Bot. 1904, XVI, p. 30 u. 116/7.

V. Über das Verhalten etiolierter Keimpflanzen unter Wasser.

Eine gewisse Einschränkung der Sauerstoffzufuhr erzielt man auch dadurch, daß man die Objekte unter Wasser bringt. Diese Überlegung regte mich zu folgenden Versuchen an.

In der angegebenen Weise wurden chlorophyllfreie Keimpflanzen im Dunkeln gezogen. Die acht Tage alten Pflanzen brachte ich in große Standzylinder, die mit Wasser angefüllt waren. Das Wasser hatte immer annähernd Zimmertemperatur. Als Kontrollobjekte standen gleichalte Pflanzen in demselben Zimmer in freier Luft. Zylinder und Kontrollpflanzen waren stets einem nicht zu starken Licht ausgesetzt. Ließ ich eine Pflanze mehrere Tage unter Wasser stehen, so traten Bakterien auf, die sich auf dem Objekt ansammelten. Da dadurch leicht eine genügende Luftzufuhr hätte verhindert werden können, so wechselte ich öfters das Wasser, wodurch ich in den Stand gesetzt war, die Pflanzen bis zu ihrem Absterben gegen eine ansehnliche Anhäufung von Bakterien zu schützen.

Mit Ausnahme von Lepidium sativum kamen bei diesen Versuchen alle in der Tabelle I angeführten Pflanzen zur Verwendung. Am besten eignen sich die kräftigeren Pflanzen wie Cucurbita, Phaseolus, Vicia faba etc.

Die Objekte ergrünten nicht unter Wasser und starben, wenn genügende Zeit darin gelassen, ab, ohne die geringste Chlorophyllbildung gezeigt zu haben. Brachte man sie nach 1—2 Tagen, nach welcher Zeit sie noch vollkommen turgeszent waren, wieder unter gewöhnliche Bedingungen, so ergrünten sie, zeigten Wachstum, um dann zumeist einem von der Wurzel ausgehenden Absterbungsprozeß zu verfallen.

Ragte ein Teil des chlorophyllfreien Objektes über Wasser, so ergrünte es. Wurde der eine Samenlappen von Cucurbita pepo über Wasser gehalten, während der andere unter Wasser blieb, so ergrünte nur der erstere. Ein gleiches Verhalten war zu beobachten, wenn die obere Hälfte des relativ großen Cotyledons derselben Pflanze in die Luft ragte, die untere im Wasser verblieb. Immer trennte die Wasseroberfläche fast scharf die ergrünte und gelbgebliebene Zone.

Eine Ausnahme bildeten jedoch Vicia sativa, Hordeum distichum, Avena sativa und Triticum sativum. Diese zeigten

sich nach der Übertragung in Wasser schon nach 4 Stunden vollkommen grün wie die Kontrollpflanzen.

Ein Vergleich dieser Resultate mit der Tabelle I brachte mich auf die Vermutung, daß der Sauerstoff hierbei ausschlaggebend sei. Bilden doch die Ausnahme diejenigen Objekte, die selbst noch bei einem Druck von 10 mm ergrünten.

Deshalb stellte ich mir durch längeres Aufkochen luftarmes Wasser her. Nachdem das Wasser sich in den oben erwähnten Zylindern langsam abgekühlt hatte, wurden die Objekte hineingesetzt. Dabei stellte es sich heraus, daß unter ausgekochtem Wasser auch Vicia sativa kein Chlorophyll ausbildete, während die Getreidearten immer noch ergrünten.

Durch dieses Resultat in meiner Vermutung bestärkt, versuchte ich dem Wasser künstlich Sauerstoff zuzuführen. Mit Hilfe eines kleinen Steinchens versenkte ich Stücke einer im Dunkel nicht ergrünten, acht Tage alten Pflanze auf den Boden einer zu $^3/_4$ mit Wasser gefüllten Flasche von ca. 1 l Inhalt. Durch den dichtschließenden Gummipfropfen führten zwei rechtwinklig gebogene Glasröhren, deren eine bis fast auf den Boden der Flasche reichte, und deren andere dicht unter dem Pfropfen endigte. Nachdem durch die Flasche ca. 3—4 Stunden lang ein nicht zu starker Strom gereinigten Sauerstoffgases geleitet war, wurde die Flasche nun geschlossen. In dem auf diese Weise mit Sauerstoff bereicherten Wasser ergrünten die Objekte am Licht in 10—12 Stunden. Denselben Erfolg erzielte ich, wenn ich durch das Wasser in der Flasche einen dauernden Luftstrom saugte, was ich mit Hilfe einer Wasserstrahlluftpumpe bewerkstelligte.

Aus diesen Resultaten geht zweifellos hervor, daß der Sauerstoff jedenfalls ein Faktor bei dem Zustandekommen des grünen Farbstoffes unter Wasser ist. Doch ist noch nicht entschieden, ob nicht vielleicht noch andere Umstände als die beschränkte Sauerstoffzufuhr eine Rolle spielen.

VI. Einfluß der Kohlensäure auf die Chlorophyllbildung.

Die Kohlensäure erweist sich einerseits als notwendig für das Vegetieren grüner Pflanzen, andererseits wirkt dieses Gas

als Gift. Schon Saussure[1]) war es bekannt, daß in CO_2-freier Atmosphäre Blätter nur kurze Zeit leben, ebenso, daß Pflanzen in reiner Kohlensäure bald absterben, und Pfeffer[2]) faßt die Ergebnisse über die Einwirkung kohlensäurehaltiger Luft dahin zusammen, daß er sagt: „Die meisten Landpflanzen sterben mit der Zeit in einer Luft ab, die 4—20 % Kohlensäure enthält."

Die große Rolle, welche der Chlorophyllapparat bei der Kohlensäure-Assimilation spielt, legt nun die Frage nahe, inwieweit die Bildung und Erhaltung des Chlorophylls von der Gegenwart dieses Gases abhängt.

Auf Grund umfassender Untersuchungen kam Wiesner[3]) zu dem Resultat, daß Ergrünen auch in CO_2-freier Atmosphäre eintritt.

Andererseits konnte Böhm[4]) zeigen, daß dieses Gas nicht fördernd auf die Chlorophyllbildung einwirkt, denn schon bei 2 % Kohlensäuregehalt der Luft machte sich eine deutliche Hemmung des Ergrünens bemerkbar. Mit steigendem Kohlensäuregehalt bis zu 30 % nimmt die Hemmung zu, und ein Überschreiten dieser Grenze hat eine vollständige Sistierung des Ergrünens zur Folge. Hierbei nehmen die Getreidearten wieder eine Ausnahmestellung ein, indem diese Pflanzen noch in einer Atmosphäre ergrünen, die zur Hälfte aus Kohlensäure besteht. Bei allen diesen Versuchen ist aber Voraussetzung, daß die Sauerstoffmenge unverändert bleibt.

Trotzdem meine Versuchsanordnung wesentlich von derjenigen Böhm's abwich, erzielte ich in der Hauptsache doch dieselben Resultate. Zur Verwendung kam der bei den Versuchen über die Einwirkung der Partiärpressungen des Sauerstoffs (pag. 19) beschriebene Apparat.[5]) An die Stelle des Wasserstoffentwicklers trat ein solcher für Kohlensäure. Die dem Licht ausgesetzte Glocke wurde bis zu der gewünschten Verdünnung ausgepumpt, und die Kohlensäure[6]) nachgelassen, bis das

[1]) Saussure, Recherches chimiques sur la végétation, p. 41.

[2]) Pfeffer, Pflz.-Phys., II. Aufl., II. Bd., 1. Hälfte, p. 333; Corenwinder (Ref.), Naturforscher, 1877, X., p. 104.

[3]) Wiesner, Entstehung des Chlorophylls, 1877, p. 111.

[4]) Böhm, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1873, Bd. 68, Abtlg. I, p. 183.

[5]) Vergl. Chapin, Flora 1902, Bd. II, p. 352.

[6]) Zur Reinigung wurde das Gas über Bimssteinstücke geleitet, die mit einer Lösung von Natriumbikarbonat getränkt waren.

Quecksilber im Manometer wieder auf 0 stand. Um einen schädigenden Sauerstoffmangel zu verhindern, evakuierte ich später den Rezipienten bis auf einen geringen Luftdruck und leitete dann nacheinander Sauerstoff und Kohlensäure im gewünschten Verhältnis ein.

Die im Dunkeln chlorophyllfrei gezogenen Keimpflanzen waren 8—10 Tage alt. Ein Teil kam unter die Glocke des Apparates zu stehen, ein anderer Teil wurde als Kontrollobjekte unter nicht abgeschlossenen Glasglocken aufgestellt. Die Temperatur schwankte zwischen 19 und 25° C.

Die Resultate möge die Tabelle II wiedergeben. Mit + ist der Punkt bezeichnet, wo die Objekte noch deutlich grün wurden, mit — jener, bei denen die Pflanzen gelb blieben.

Tabelle II. (CO_2.)

Objekt	CO_2-Gehalt in %	Versuchsdauer	Erfolg
Lupinus albus	7	24 Stunden, davon ca. 18 Stunden belichtet.	+
„ „	17		—
Phaseolus multiflorus . .	25		+
„ „ . .	38		—
Vicia sativa	20		+
„ „	30		—
Vicia faba major . . .	20		+
„ „ „ . . .	35		—
Cucurbita pepo	20		+
„ „	32		—
Helianthus annuus . . .	20		+
„ „ . . .	33		—
Hordeum distichum .	30		+
Avena sativa	50		+
Triticum sativum . .	70		—

Bei 1 % Kohlensäure-Gehalt der Luft war kaum eine Hemmung, niemals aber eine Begünstigung der Chlorophyllbildung zu beobachten. Von 2—5 % war eine Hemmung kaum zu konstatieren. Mit zunehmendem Kohlensäuregehalt trat sichtlich Hemmung zu Tage, bis endlich, wie Tabelle II zeigt, die Chlorophyllbildung vollständig sistiert war.

Auch hier wurden die Objekte nach Beendigung des Versuches wieder an die freie Luft gebracht, wobei die Pflanzen

sich ebenso oder doch ähnlich verhielten wie bei den Versuchen über die Einwirkung der Sauerstoffdepression. Nur diejenigen Objekte, die ein nachträgliches Ergrünen beobachten ließen, wuchsen, wenn auch nur wenige Tage, weiter, während die übrigen schon nach 1 Tag abgestorben waren.

Es ergibt sich also, daß die Chlorophyllbildung durch eine größere Dichte von Kohlensäure gehemmt, sogar sistiert werden kann. Ein Optimum des Kohlensäure-Gehaltes, wie wir es für das Wachstum[1]) kennen, konnte ich für die Bildung des grünen Farbstoffes nicht finden. Dabei bleibt jedoch die Möglichkeit, daß dasselbe sehr tief zwischen 0 und 1 % liegen kann, eine Frage, die nur durch feinere Versuchsmethoden entscheidbar ist.

VII. Haben narkotisierende Mittel Einfluß auf die Chlorophyllbildung?

Bekanntlich können gewisse physiologische Prozesse durch die Einwirkung narkotisierender Mittel, wie Alkohol und Äther, gehemmt oder sistiert werden. Über den Einfluß dieser Agentien auf die Chlorophyllbildung liegen nur einige Angaben von Kraus[2]) vor, die der Autor jedoch selbst nicht aufrecht zu halten scheint. Danach sollen Keimpflanzen von Mais, Gerste und Weizen bei Lichtabschluß ergrünen, wenn Methylalkohol auf sie einwirkt.

Was meine eigenen Untersuchungen anbelangt, so möchte ich gleich vorausschicken, daß sie nur negative und unsichere Resultate förderten. Die Versuche wurden im Licht bei einer Temperatur von 18—22° C angestellt. Die Temperaturschwankungen während der Dauer meines Versuches betrugen ca. 6° C. Zur Verwendung kam der bei den Versuchen über die Einwirkung von Ammoniumkarbonat (pag. 9) beschriebene Apparat. Die auf ihre Wirkung zu untersuchenden Stoffe, Methylalkohol, Äthylalkohol und Äther, waren auch hier wieder in wässeriger Lösung in die Kristallisierschale gebracht, um eine zu starke Dampftension unter der Glocke zu vermeiden. Bei den Versuchen mit Äther benutzte ich zum Verdichten

[1]) Chapin, Flora 1902, Bd. II, p. 378.

[2]) Kraus, Versuchsstation, 1877, Bd. 20, p. 415.

des Apparates nur dünne Vaselinschichten oder Glycerin. Sämtliche in der Tabelle I angeführten Objekte wurden zur Prüfung herangezogen. Die Pflanzen waren wie immer im Dunkeln chlorophyllfrei gekeimt und 8—10 Tage alt. Der Apparat wurde mit einem Teil der Pflanzen beschickt, während der Rest als Kontrollobjekte, wie pag. 26 angegeben, aufgestellt wurde.

Wohl machte sich in allen Versuchen eine Hemmung der Chlorophyllbildung bemerkbar, die mit steigendem Gehalt des Wassers an Alkohol und Äther zunahm, sodaß bei 5 % die Objekte im Apparat gelb blieben, dann bildeten sie aber nach der Übertragung an die freie Luft kein Chlorophyll aus, sondern starben bald ab. Bei 6 %igen Lösungen trat der Tod schon nach wenigen Stunden unter der Glocke ein.

Etwas abweichende Resultate ergaben sich bei der Anwendung von Ätherwasser bei Lupinus albus. 1—5 %-Lösungen erzielten denselben Effekt wie oben. Die Hemmung nahm mit steigendem Äthergehalt zu. Bei 6 % unterblieb die Bildung des grünen Farbstoffes vollständig. Blieb das Objekt 18 Stunden unter dieser Bedingung, so war es nach Verlauf dieser Zeit nicht mehr ganz turgeszent, also partiell geschädigt. Trotzdem zeigte die Pflanze doch nach der Übertragung in die freie Luft nach 2—3 Stunden einen leichten Anflug von Ergrünung, und nach 4—5 Stunden war sie schon abgestorben. Höhere Konzentrationen führten stets den Tod der Pflanzen im Apparat herbei, bevor die Kontrollobjekte grün waren. Hierbei möchte ich gleich bemerken, daß relativ wenige Versuche mit 6 %-Ätherwasser obiges Resultat ergaben, indem auch hierbei die Objekte oft nachträglich in der Luft abstarben, ohne ergrünt zu sein.

Auch bei diesen Versuchen mußte ich aus den früher angeführten Gründen auf eine Untersuchung der Koniferen verzichten.

VIII. Verhalten von Teilstücken und Schnitten etiolierter Keimpflanzen hinsichtlich der Chlorophyllbildung.

Bei allen Untersuchungen hatte ich die Beobachtung gemacht, daß Verletzungen der Objekte wie Abreißen von Blättern oder Risse in denselben die Resultate in keiner Weise

änderten. Um diese Erscheinung näher zu prüfen, stellte ich folgende Untersuchung an. An den verschiedensten, etiolierten Keimpflanzen (Phaseolus vulgaris und multiflorus, Helianthus annuus, Avena sativa, Hordeum distichum, Triticum sativum, Cucurbita pepo, Vicia faba major und minor) brachte ich an Blättern, Kotyledonen und Stengeln bald Quer-, bald Längsschnitte an. Zuweilen hingen die einzelnen Teilstücke nur noch durch eine dünne Gewebeschicht zusammen. Trotzdem ergrünten in allen Fällen die Objekte in toto, ohne irgend welche Verzögerung gegenüber den Kontrollpflanzen aufzuweisen.

Teile etiolierter Keimpflanzen, welche noch in einem, wenn auch losen Zusammenhang mit der Mutterpflanze stehen, haben also die Fähigkeit zu ergrünen nicht eingebüßt.

Dieses Verhalten kann uns auch keineswegs verwundern, da es schon Senebier bekannt war, daß von der Mutterpflanze völlig isolierte Teilstücke (die doch sichtlich unter ungünstigeren Verhältnissen stehen) wohl imstande sind, ihr Chlorophyll auszubilden. Nach den Untersuchungen von Palladin[1]) trifft dies jedoch nicht für alle ergrünungsfähigen Pflanzen zu. Palladin operierte mit Vicia faba und Weizen. Er faßt seine Resultate dahin zusammen, daß auf[2]) Wasser nur solche chlorophyllfreie, abgeschnittene Blattstücke ergrünen, welche Kohlehydrate enthalten (Weizen), nicht aber diejenigen, welchen Kohlehydrate fehlen (Vicia faba). Lassen wir zunächst die Kohlehydrate außer acht, und beachten wir nur, daß Palladin nicht allen isolierten Pflanzenteilen das Vermögen zu ergrünen zuspricht.

Was die Resultate meiner zahlreichen Untersuchungen über diese Frage anbelangt, so kann ich mich nur Senebier voll und ganz anschließen. Herangezogen wurden alle in der Tabelle I aufgeführten Pflanzen. Die chlorophyllfreien, abgetrennten Blätter ergrünten ohne Ausnahme, und zwar ebenso rasch als die Kontrollpflanzen. Dies gilt aber nur für den Fall, daß die Blätter und Blattstücke auf einem feuchten Substrat lagen (Filtrierpapier), das mit Wasser oder Knopscher

[1]) Palladin, Berichte d. botan. Ges. 1891, XI, p. 229.

[2]) Palladin gibt nicht an, ob die Blätter auf allen Seiten von Wasser umspült waren.

Nährlösung getränkt war, d. h. also, wenn die Teile mindestens einseitig mit Luft in Kontakt standen. Bei dieser Versuchsanordnung ergrünten selbst Schnitte von ca. 1 mm Dicke. Ein jedes Teilstück ergrünte aber nicht gleichmäßig in seiner ganzen Ausdehnung. An den Schnittflächen war immer eine helle Zone zu beobachten. Dann setzte ganz leicht die grüne Färbung ein, die allmählich in das gesättigtere Grün der mittleren Partie überging.

Wählte ich Palladins Versuchsanordnung, warf ich also die Teile der etiolierten Keimpflanzen (Tabelle I) auf Wasser, so konnte ich, was das Ergrünen anbelangt, dasselbe beobachten wie Palladin. In diesem Falle ergrünten nur die Blätter und Blattstücke von Vicia sativa und den Getreidearten. Ich muß aber bemerken, daß hierbei die Teile immer allseitig von Wasser umspült waren.[1]) Sie befanden sich demnach unter Wasser und verhielten sich unter dieser Bedingung wie die ganzen Pflanzen (p. 23).

IX. Einfluß der Konzentration der Lösungen auf die Chlorophyllbildung.

Wie ich schon oben sagte, führt Palladin die Möglichkeit einer Chlorophyllbildung in abgetrennten, chlorophyllfreien Blättern auf die Anwesenheit von Kohlehydraten zurück. Er stützt sich dabei auf einen Versuch,[2]) bei dem er losgelöste Blätter von Vicia faba und Weizen auf eine 10 %ige Zuckerlösung warf. In diesem Falle ergrünten auch die Blätter von Vicia faba, die nach seiner Angabe keine Kohlehydrate enthalten. Diesen Versuch führte er weiter aus, indem er[3]) den Einfluß der verschiedenen Konzentration von Zuckerlösungen auf die Chlorophyllbildung beobachtete, wobei er obige Versuchsanordnung beibehielt. Er fand dabei, daß der Einfluß der verschiedenen Konzentration durch eine Kurve dargestellt wird, die ein Minimum, Optimum und Maximum aufweist.

[1]) Daß unter Wasser getauchte, von der Mutterpflanze abgetrennte Blätter von Vicia faba nicht ergrünen, gibt auch Palladin an. (Revue général. d. Bot. 1897, IX, p. 392.)

[2]) Palladin, Ber. d. d. bot. Ges. 1902, XX, p. 224.

[3]) Palladin, Revue général. d. Bot. 1897, IX, p. 392.

Zu dem ersten Versuch sei nur bemerkt, daß ich nicht nur in den Blättern der Getreidearten, sondern auch in denjenigen von Vicia faba Kohlehydrate nachzuweisen vermochte, womit die Erklärung Palladins hinfällig wird, daß die Anwesenheit von Kohlehydraten zur Chlorophyllbildung in abgeschnittenen Blättern erforderlich sei.

Bei der Wiederholung der angegebenen Versuche über die Einwirkung der verschiedenen Konzentration von Zuckerlösungen kam ich zu demselben Resultat wie Palladin. Dies gilt aber nur für den Fall, daß ich Palladins Versuchsmethode anwandte. Das Ergebnis gestaltete sich sofort ganz anders, wenn ich die Blätter (Tabelle I) auf Filtrierpapier legte, welches mit den betreffenden Lösungen[1]) getränkt war, wobei natürlich Sorge getragen war, daß wenigstens eine Schnittfläche dem feuchten Substrat ganz auflag. Hierbei konnte ich bis 30 % Rohrzuckerlösung keinen Einfluß auf die Chlorophyllbildung wahrnehmen. Von da ab machte sich eine Hemmung des Prozesses bemerkbar, und bei 50 % blieben die Objekte vollkommen chlorophyllfrei. Ein gleiches Ergebnis erzielte ich, wenn ich die chlorophyllfreien Blätter mit ihrem schräg abgeschnittenen Stielende in die betreffenden Lösungen tauchen ließ.

Jedenfalls wirken hier verschiedene Faktoren kombiniert. Einerseits wird durch die Lösungen Plasmolyse herbeigeführt. Andererseits füllen sich die Interzellularen mit der Flüssigkeit und versperren so den Zutritt der Luft. Den maßgebenden Faktor zu präzisieren, ist mir nicht gelungen.

Die Frage wird auch durch folgende Versuche nicht sicher aufgeklärt. Blätter von 8 Tage alten, chlorophyllfreien Keimpflanzen wurden unter dem Rezipienten einer Luftpumpe mit verschiedenen Zuckerlösungen injiziert. Darauf kamen sie auf Filtrierpapier zu liegen, das mit der betreffenden Zuckerlösung getränkt war. Eine Injizierung mit 15 %-Lösung ließ bei keinem Objekt (Tabelle I) eine Hemmung des Ergrünungsprozesses erkennen. 20 %ige Lösung erzielte eine sichtliche Hemmung, und 30 % führte den baldigen Tod des Objektes ohne vorherige Chlorophyllbildung herbei. Letzteres Verhalten zeigten die Getreidearten erst bei Anwendung von 40 %-Lösungen.

[1]) Es wurde sowohl Rohr- als auch Traubenzucker in wässeriger Lösung angewandt.

Immerhin folgt aus den Versuchen, daß Injektion als solche die Chlorophyllbildung nicht hemmt (— 15 %). Da Zucker an sich wohl nicht schädigend einwirkt, so muß also die Konzentration und die dadurch bedingte osmotische Leistung maßgebend sein.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Vergegenwärtigen wir uns zum Schluß noch einmal die gewonnenen Resultate, so ergeben sich folgende Hauptpunkte:

1. Wie bekannt, ergrünen im Dunkeln die Keimlinge einiger Koniferen, während die übrigen Phanerogamen bei Lichtabschluß kein Chlorophyll ausbilden.

2. Die von Wiesner ausgesprochene Vermutung, daß im Dunkeln eine Überproduktion von organischen Säuren das Chlorophyll nicht zur Ausbildung kommen lasse, bestätigt sich nicht, indem eine Neutralisation der Säure die Hemmung nicht aufhebt. Ebenso konnte bei an sich nicht schädigender Zufuhr von Essigsäuredampf im Licht eine Hemmung des Ergrünens nicht beobachtet werden.

3. Selbst ein achtwöchentliches Verdunkeln vermag nicht, die Pflanze der Fähigkeit zu berauben, im Licht zu ergrünen. Wenn überhaupt, so geht diese Fähigkeit doch erst unmittelbar vor dem Tode verloren.

4. Das Temperaturminimum der Chlorophyllbildung liegt über dem des Wachstums. Eine Trennung des Temperaturmaximums der Chlorophyllbildung von dem des Wachstums wurde nicht erreicht.

5. Das Sauerstoffbedürfnis zur Auslösung des Ergrünungsprozesses ist bei den einzelnen Pflanzenformen ein sehr verschiedenes, jedoch ist bei den bis jetzt untersuchten Objekten dieses Gas zur Anregung des Prozesses unbedingt erforderlich.

6. Unter Wasser ergrünen nur wenige Landpflanzen, und zwar spielt der Sauerstoff bei dem Zustandekommen dieser Erscheinung jedenfalls eine große Rolle.

7. Die Kohlensäure ist nach Wiesner nicht nötig für das Ergrünen. Eine günstige Beeinflussung des Prozesses durch Kohlensäure konnte nicht beobachtet werden. Wenn überhaupt

vorhanden, so müßte das Optimum zwischen 0 und 1 % liegen. Größere Mengen von Kohlensäure in der Luft hemmen die Chlorophyllbildung, und bei 30 % wird der Prozeß sistiert. Letzteres tritt bei den Getreidearten erst bei einem Gehalt von mehr als 50 % Kohlensäure ein.

8. An sich nicht schädigende Mengen Alkoholdampf in der Luft sistieren die Chlorophyllbildung nicht. Nur bei einem Objekt, Pisum sativum, wurde dieser vitale Vorgang durch Ätherdämpfe ausgeschaltet.

9. Von der Mutterpflanze partiell oder vollständig getrennte Stücke ergrünen am Licht, selbst Schnitte von ca. 1 mm Dicke. Befinden sich die isolierten Teile unter Wasser, so verhalten sie sich wie die ganzen Pflanzen in submersen Bedingungen (6).

10. Die Ausbildung des Chlorophylls in abgetrennten Blättern kann nicht allein von der Anwesenheit der Kohlenhydrate abhängen. Die Konzentration von Zuckerlösungen ist von Einfluß auf den Ergrünungsprozeß in isolierten Pflanzenteilen. Stark zuckerhaltige Lösungen hemmen das Ergrünen.

Vorliegende Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es drängt mich, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen für die stetige, gütige Unterstützung, die er mir während des Verlaufes meiner Arbeiten zu teil werden ließ. Ebenso fühle ich mich den Herren Privatdozenten Dr. Nathansohn und Dr. Miehe zu Dank verpflichtet.

Lebenslauf.

Ich, Ernst Heinrich Trebitz, katholischer Konfession, wurde am 28. Mai 1883 als Sohn des Ober-Postassistenten Hermann Trebitz zu Aachen geboren. Durch die Versetzung meines Vaters kam ich früh nach St. Johann a. d. Saar. Dort besuchte ich zunächst 4 Jahre die Volksschule und darauf 9 Jahre die Oberrealschule zu Saarbrücken, die ich Ostern 1902 mit dem Reifezeugnis verließ. Meine Studien begann ich in Straßburg i. Els., wo ich besonders die Vorlesungen über Chemie, Botanik und Zoologie der Herren Prof. Thiele, Graf zu Solms-Laubach und Goette hörte. Da mein Vater inzwischen als Ober-Postkassenbuchhalter nach Braunschweig versetzt war, bezog ich Ostern 1903 die Universität Leipzig. Hier hörte ich hauptsächlich die Vorlesungen der Herren Professoren Pfeffer, Beckmann, Chun, Correns, Wundt, Heinze.